Pedobiologia 37, 121–128 (1993)
Gustav Fischer Verlag, Jena

Estimation de la sapidité des litières et différenciation des activités lombriciennes et microbiennes par des mesures respirométriques en microcosms

Jacques Cortez, Rasheed Hameed et Marcel B. Bouché

Centre d'Ecologie Fonctionelle et Evolutive, Centre Louis Emberger – Route de Mende, B. P. 5051, 34033 Montpellier Cedex, France

Summary. A method of estimation of microorganisms and earthworms effect on litter and soil is described, based on the CO_2 released by different microcosms (Soil (S), Soil + Earthworm (SV), Soil + Litter (SL) and Soil + Earthworm + Litter (SVL)). The respiration curves vs time are an indication of litter palatability by different earthworms species.

Key words: Earthworms, *Lumbricus terrestris, Nicrodrilus giardi giardi*, litter, palatability, microcosms

Introduction

De nombreux auteurs ont essayé d'estimer le degré de sapidité de différentes litières pour les lombriciens. Ainsi Satchell & Lowe (1967) n'ont pas trouvé de relation avec certains caractères physiques de l'aliment tels que, par exemple, la rugosité des feuilles. D'autres travaux ont montré plutôt l'existence de corrélations significatives entre sapidité et composition chimique des litières (corrélation positive avec la teneur en azote (Satchell & Lowe, 1967; Abbott & Parker, 1981; Cortez & Hameed, 1988) et négative avec la concentration en composés phénoliques des aliments (Wright, 1972; Edwards & Heath, 1975; Brattsten, 1979)). La plupart des techniques de l'estimation de l'appétence de la nourriture chez les lombriciens reposent sur la fréquence et l'intensité de son enfouissement par les animaux. Cependant, la sapidité des litières peut évoluer avec son temps de résidence dans le sol. Aucune des techniques employées à ce jour n'a permis de suivre et de visualiser, avec précision, en fonction du temps, l'évolution de la sapidité des différents types de litière pour les lombriciens. Nous propsons une méthode en microcosmes qui permet de mesurer cette évolution.

Cette technique permet aussi d'estimer séparément l'activité biologique des différents intervenants de notre modèle expérimental. Ainsi, lorsque les lombriciens se trouvent dans un sol, ils exercent simultanément une action sur la litière qui est mise à leur disposition et sur la matière organique du sol déjà présente qu'ils consomment. Il en est de même pour les microorganismes. Ces activités lombriciennes et microbiennes se traduisent par un dégagement de CO_2 global que l'on mesure. La méthode mise au point permet une estimation séparée de la respiration de chaque intervenant du système expérimental; Nous avons pu ainsi quantifier, par des mesures respirométriques, l'action des microorganismes et des lombriciens sur (1) la matière organique du sol et (2) la litière.

Correspondence to: J. Cortez

Matériel et méthodes

Principe de la méthode

Il est basé sur les mesures de respiration de quatre types de microcosmes à savoir: 1) Des microcosmes contenant uniquement du sol (S) qui permettent de connaître l'action des microorganismes sur la matière organique du sol; 2) Des microcosmes contenant à la fois du sol et des lombriciens (SV) qui rendent compte de l'activité lombrico-microbienne sur la matière organique du sol; 3) Des microcosmes contenant du sol et de la litière (SL) qui permettent de mesurer l'action des microorganismes sur la litière et la matière organique native du sol; 4) Enfin des microcosmes contenant le sol, les lombriciens et la litière (SVL) qui vont nous traduire l'action simultanée de tous les composants du modèle expérimental.

Il est à noter que, dans tous les compartiments, la présence de lombriciens regroupe à la fois l'activité biologique intrinsèque de ces animaux et les conséquences extrinsèques de ces activités, notamment sur les microorganismes. Il s'agit donc de modéliser des systèmes avec et sans lombriciens qui, comme dans la nature, fonctionnent en présence de microorganisms. Pour cette raison, nous n'avons pas utilisé de microcosmes en conditions axéniques. Nous posons l'hypothèse que le CO_2 dégagé par le système SVL est la somme des respirations propes (1) des microorganismes du sol et (2) des lombriciens auquelles s'ajoute (3) le dégagement de CO_2 produit par l'action de la microflore et des vers de terre qui décomposent la litière et la matière organique endogée. Ainsi, si le dispositif SVL sert de référence (100%), le rapport S/SVL représente la respiration (en %) des microorganismes du sol (notée M → S), (SL-S)/SVL celle de la microflore sur la litière (notée M → L), (SV-S)/SVL celle du lombricien sur la nécromasse endogée (notée V → S) et (SVL-SV)-(SL-S)/SVL celle du lombricien sur la litière (notée V → L). Connaissant le dégagement de CO_2 des ces quatre microcosmes, on peut effectuer, en fonction du temps, une représentation graphique de l'effet de chacun des intervenants du système.

Sols

Dans ces expériences deux types de sol ont été utilisés. *Sol 1*: Sol brun (CPCS, 1967) sous prairie permanente, de composition suivante: argile 18,0%; limon fin 21,9%; limon grossier 17,9%; sable fin 12,1%; sable grossier 30,1%; C 4,15%; N 0,44%; C/N 9,4; pH H_2O 6,7. *Sol 2*: Sol d'apport alluvial (CPCS, 1967) calcaire sous prairie permanente. Sa texture est limono-argilo-sableuse sur tout le profil (1,50 m). Le sol prélevé pour l'expérience se situe à 60 cm de profondeur et la composition est la suivante: argile 21,0%; limon fin 32,2%; limon grossier 22,8%; sable fin 18,6%; sable grossier 5,4%; C 1,31%; N 0,11%; C/N 11,9; pH H_2O 8,4.

Lombriciens

Les espèces retenues sont les espèces dominantes des sols 1 et 2 à savoir *Lumbricus terrestris* L. (Sol 1) et *Nicodrilus giardi giardi* (Ribaucourt) (Sol 2). Les vers de terre ont été capturés par la méthode au formol (Raw, 1959). Après un premier tri sur le terrain, ils sont rincés à l'eau, placés dans un bac de sol en chambre climatisée à 14 °C, maintenus à pF 3 (= 0,098 MPa) et nourris par apport de luzerne sèche pendant 3 à 4 semaines pour leur permettre de retrouver des conditions d'activité optimale. Après avoir éliminé les juvéniles, les lombriciens adultes sont nettoyés à l'eau, essuyés à l'aide de papier filtre et pesés.

Dispositifs expérimentaux

Le sol est séché à l'air, tamisé à 2 mm, réhumidifié à pF 3 (0,098 MPa) réparti dans plusieurs bocaux hermétiques de 1 l, à raison de 700 g de terre sèche par bocal. Le sol est légèrement compacté avant introduction des lombriciens. 3 bocaux ont reçu du sol 1 seul (microcosmes S), 3 autres le sol 1 et un lombricien *(L. terrestris)* (microcosmes SV). 3 lots de 3 microcosmes contenant le sol 1 (relativement organique) ont reçu chacun 1 litière différente (microcosmes SL) à savoir: des feuilles de ray-gras (*Lolium perenne* L.) frais (RGf), des feuilles de luzerne (*Medicago sativa* L.) (Luz) et de chêne vert (*Quercus ilex* L.) (CV). Enfin, 3 lots de 3 microcosmes ont reçu le sol 1, chacune des différentes litières et un lombricien de même espèce (microcosmes SVL). A titre de comparaison, les expériences précédentes on été menées parallèlement avec l'autre sol, des lombriciens d'une autre espèce et un type

Tableau 1. Dégagements journaliers du C-CO_2 (exprimé en mg C-CO_2 · 100 g^{-1} TS $\cdot g^{-1}$ mhv $\cdot j^{-1}$) des différents microcosmes et limites de l'intervalle de confiance à 95%. S = Sol seul; S + V = Sol + Ver; RGf = ray-gras frais; CV = Chêne vert; Luz = Luzerne

Temps jours	S	S + V	S + RGf	S + V + RGf	S + Luz	S + V + Luz	S + CV	S + V + CV
1	2,72 ± 0,31	3,22 ± 0,56	3,19 ± 0,24	4,24 ± 0,39	3,38 ± 0,32	4,51 ± 0,38	3,94 ± 0,56	3,95 ± 0,32
3	1,52 ± 0,24	1,49 ± 0,29	1,65 ± 0,25	1,78 ± 0,22	1,70 ± 0,15	1,82 ± 0,27	1,68 ± 0,23	1,68 ± 0,18
6	0,77 ± 0,16	0,66 ± 0,13	1,14 ± 0,04	1,32 ± 0,17	1,30 ± 0,18	1,53 ± 0,25	0,84 ± 0,10	1,15 ± 0,01
8	0,57 ± 0,03	0,94 ± 0,12	0,99 ± 0,14	1,33 ± 0,27	1,04 ± 0,09	1,40 ± 0,20	0,87 ± 0,07	1,10 ± 0,08
10	0,47 ± 0,07	0,83 ± 0,13	0,84 ± 0,09	1,48 ± 0,40	0,67 ± 0,08	1,27 ± 0,20	0,72 ± 0,06	1.05 ± 0,02
13	0,55 ± 0,01	0,96 ± 0,13	0,78 ± 0,09	1,95 ± 0,45	0,87 ± 0,09	2,11 ± 0,24	0,84 ± 0,07	1,19 ± 0,01
16	0,56 ± 0,01	0,91 ± 0,15	0,70 ± 0,04	1,58 ± 0,21	0,90 ± 0,07	1,96 ± 0,41	0,89 ± 0,11	1,12 ± 0,12
18	0,34 ± 0,01	0,77 ± 0,13	0,50 ± 0,04	1,81 ± 0,39	0,98 ± 0,11	2,92 ± 0,26	0,92 ± 0,12	1,17 ± 0,02
20	0,40 ± 0,04	0,85 ± 0,18	0,56 ± 0,03	2,25 ± 0,17	0,97 ± 0,12	3,33 ± 0,26	0,86 ± 0,09	1,22 ± 0,05
22	0,52 ± 0,03	1,00 ± 0,22	0,63 ± 0,03	2,13 ± 0,12	0,87 ± 0,09	2,92 ± 0,16	0,81 ± 0,08	1,26 ± 0,05
23	0,34 ± 0,06	1,28 ± 0,23	0,78 ± 0,03	2,04 ± 0,10	1,02 ± 0,08	3,17 ± 0,33	0,25 ± 0,13	1,21 ± 0,07
25	0,37 ± 0,03	0,89 ± 0,29	1,16 ± 0,09	2,23 ± 0,11	1,62 ± 0,24	3,33 ± 0,33	0,75 ± 0,12	1,26 ± 0,04
27	0,29 ± 0,01	0,78 ± 0,17	1,45 ± 0,03	2,24 ± 0,26	1,81 ± 0,19	2,99 ± 0,21	1,29 ± 0,20	1,55 ± 0,32
29	0,42 ± 0,03	0,87 ± 0,09	1,08 ± 0,06	2,92 ± 0,35	1,27 ± 0,20	3,51 ± 0,24	0,59 ± 0,07	1,60 ± 0,08

de litière très différent, à savoir de la paille de blé (*Triticum sativum* Lamk) (PB). Ainsi, 3 bocaux. contenant le sol 2 (très peu organique) ont reçu de la paille de blé (microcosmes SL). 3 autres microcosmes ont reçu le sol 2, la paille de blè et un lombricien *(N. giardi)* (microcosmes SVL). Toutes les litières ont été hachées en morceaux de 7 à 8 mm et apportées aux différents dispositifs au fur et à mesure du besoin des lombriciens. Chaque bocal renferme en plus un bécher contenant 20 ml de NaOH 0,5 N pour absorber le CO_2 dégagé. NaOH est renouvelée périodiquement. Tous ces dispositifs ont été mis à incuber à l'obscurité pendant 30 jours, à 14 °C. Cette température est considérée comme proche de l' optimum pour *L. terrestris* et *N. giardi*. L'humidité du sol est contrôlée par gravimétrie et réajustée si nécessaire. Le CO_2 respiré, absorbé dans NaOH 0,5 N, est dosé par titrimétrie avec HCl 0,25 N ou par colorimétrie selon la méthode Technicon (Chaussod *et al.*, 1986).

Résultats et discussion

Précision des résultats de la respiration des microcosmes

Le tableau 1 regroupe les résultats du dégagement de CO_2 journalier du sol 1 (exprimé en mg $C-CO_2 \cdot 100\,g^{-1}$ TS $\cdot\, g^{-1}$ mhv et par jour; TS = Terre Sèche; mhv = masse humide vive de lombricien, tube digestif plein), avec les différents types de litière et *L. terrestris*. L'erreur relative (calculée à l'aide des intervalles de confiance; Tableau 1) sur la moyenne s'échelonne de 0,80% à 33,23% pour les valeurs extrêmes, mais la moyenne des erreurs relatives des échantillons est de 10,60%.

Représentation graphique de la dynamique de chaque compartiment dans le cas de différents types de litière

Les tableaux 2 et 3 montrent les résultats calculés de chaque compartiment à savoir les actions: M → S, M → L, V → L et V → S. Nous avons pris comme exemple le cas de quatre litières très différentes; Trois d'entre elles (CV, Luz, RGf) avec le sol 1 et la même espèce de ver de terre *(L. terrestris)* et, à titre de comparaison, (PB), le sol 2 et *N. giardi*.

Tableau 2. Dégagements cumulés du $C-CO_2$ (exprimé en mg $C-CO_2 \cdot 100\,g^{-1}$ TS $\cdot\, g^{-1}$ mhv) produit par l'action respective des microorganismes sur le sol (M → S), des microorganismes sur la litière (M → L), du ver de terre sur la litière (V → L) et du ver de terre sur le sol (V → S). Expérience réalisée dans le sol 1, avec *Lumbricus terrestris* nourri par des feuilles de chêne vert (CV) et de la luzerne (Luz). SM = $C-CO_2$ total dégagé par le microcosme SVL

Temps jours	CV					Luz			
	M → S	M → L	V → L	V → S	SM	M → L	V → L	V → S	SM
1	2,72	1,23	0,00	0,00	3,95	0,66	0,63	0,50	4,51
3	5,76	1,54	0,00	0,01	7,31	1,02	0,93	0,44	8,15
6	8,07	1,75	0,83	0,11	10,76	2,61	1,95	0,11	12,74
8	9,21	2,35	0,55	0,86	12,96	3,55	1,93	0,85	15,54
10	10,15	2,85	0,49	1,57	15,06	3,95	2,41	1,57	18,08
13	11,80	3,72	0,46	2,65	18,63	4,91	5,05	2,65	24,41
16	13,48	4,71	0,22	3,70	22,11	5,93	7,18	3,70	30,29
18	14,16	5,87	0,00	4,42	24,15	7,21	10,20	4,56	36,13
20	14,96	6,79	0,00	5,14	26,89	8,35	14,02	5,46	42,79
22	16,00	7,37	0,00	6,04	29,41	9,05	17,16	6,42	48,63
23	16,34	7,28	0,00	7,00	30,62	9,73	18,37	7,36	51,80
25	17,08	8,04	0,00	8,02	33,14	12,23	20,75	8,40	58,46
27	17,66	10,04	0,00	8,54	36,24	15,27	22,13	9,38	64,44
29	18,50	10,38	0,28	10,28	39,44	16,97	25,71	10,28	71,46

Tableau 3. Dégagements cumulés du $C-CO_2$ (exprimé en mg $C-CO_2 \cdot 100\,g^{-1}$ $TS \cdot g^{-1}$ mhv) produit par l'action respective des microorganismes sur le sol (M → S), des microorganismes sur la litière (M → L), du ver de terre sur la litière (V → L) et du ver de terre sur le sol (V → S). Expérience réalisée dans le sol 1, avec *Lumbricus terrestris* nourri par du ray gras frais (RGf) et dans le sol 2, avec *Nicodrilus giardi giardi* nourri par de la paille de blé (PB)

Temps jours	RGf					PB				
	M → S	M → L	V → L	V → S	SM	M → S	M → L	V → L	V → S	SM
1	2,72	0,47	0,55	0,50	4,24	0,30	0,00	0,22	0,48	1,00
3	5,75	0,73	0,87	0,44	7,79	0,99	0,00	0,54	1,53	3,06
6	8,07	1,84	1,74	0,11	11,76	1,67	0,48	0,65	2,61	5,41
8	9,21	2,68	1,68	0,85	14,42	2,09	0,98	1,18	3,60	7,85
10	10,15	3,42	2,24	1,57	17,38	2,34	1,43	1,79	4,45	10,01
13	11,80	4,11	4,67	2,65	23,23	2,75	2,01	2,96	5,46	13,18
16	13,48	4,53	6,26	3,71	27,98	2,86	2,28	3,19	5,83	14,16
18	14,16	4,85	8,02	4,56	31,59	3,01	2,50	3,74	6,65	15,90
20	14,96	5,17	10,50	5,46	36,09	3,44	2,73	4,26	7,56	17,99
22	16,00	5,39	12,54	6,42	40,35	3,55	2,78	4,79	7,86	18,98
23	16,34	5,83	12,86	7,36	42,39	3,74	2,96	6,45	8,58	21,73
25	17,08	7,41	13,96	8,40	46,85	3,98	3,12	7,31	9,13	23,54
27	17,66	9,73	14,56	9,38	51,33	4,27	3,31	8,40	9,81	25,79
29	18,50	11,15	17,34	10,28	57,27	4,46	3,45	9,47	10,14	27,52

Tous les calculs sont effectués à l'aide des valeurs cumulées du $C-CO_2$ dégagé par chaque microcosme. On voit que les quantités totales de CO_2 dégagé par le système le plus complet (SVL) se classent dans l'ordre suivant: Luz > RGf > CV > PB mais ces respirations ne reflètent pas exactement la sapidité des litières (V → L) qui se classent dans l'ordre: Luz > RGf > PB > CV. Examinons de façon plus détaillée les résultats obtenus avec chaque type de litière.

Luzerne (Luz): La luzerne est la litière la plus consommée donc la plus appétente pour *L. terrestris* (Tableau 2). En effet la respiration correspondant à l'action V → L est la plus élevée, après 29 jours d'incubation (25,71 mg $C-CO_2 \cdot 100\,g^{-1}$ $TS \cdot g^{-1}$ mhv soit 36% du $C-CO_2$ dégagé par le microcosme SVL (Tableau 4)). La représentation graphique (Figure 1; CO_2 calculé/CO_2 total dégagé (%) en fonction du temps) donne une idée de la dynamique de chaque compartiment. Ainsi, l'action des microorganismes sur la litière (M → L) et celle du ver sur le sol (V → S) restent à peu près constantes tout au long de l'expérience. Par contre, la litière semble de plus en plus appétente, et le CO_2 dégagé par le compartiment V → L augmente à partir du 10ème jour. Ceci pourrait indiquer que le lombricien préfère consommer une litière ayant résidée quelque temps dans le sol. La part de CO_2 dégagé par le compartiment M → S diminue en conséquence.

Ray-gras frais (RGf): L'action V → L, traduisant la sapidité de la litière, indique une consommation moindre, mais cependant importante, de ce type de litière (Tableau 3 et Figure 1), puisque ce compartiment représente encore 30,3% du CO_2 total dégagé par le système SVL (Tableau 4). Dans une expérience précédente (Cortez & Hameed, 1988), *L. terrestris* avait été nourri avec des feuilles de ray-gras préincubées dans le sol pendant 2 semaines (RG_{2S}), 4 semaines (RG_{4S}) et 6 semaines (RG_{6S}). Les diagrammes montraient clairement que, dans le cas du ray-gras, la maturation progressive de la litière diminuait son appétence et entraînait une réduction de l'action V → L qui s'annulait complètement avec RG_{6S}. Dans ce dernier cas, les lombriciens consommaient une part plus importante de matière organique endogée (V → S).

Chêne vert (CV): Le tableau 2 et la figure 1 montrent que l'action V → L est pratiquement nulle dans ce cas, bien que la quantité totale de CO_2 dégagé ne soit pas négligeable (39,44 mg $C-CO_2 \cdot 100\ g^{-1}$ TS $\cdot\ g^{-1}$ mhv). Pendant les trois premiers jours d'incubation, il n'y a pas consommation de litière. La respiration correspond aux seuls compartiments (M → L + M → S). Puis le lombricien consomme un peu de litière jusqu'au 15^{éme} jour environ (0,7% du $C-CO_2$ provient de la litière; Tableau 4). Le peu d'appétence des feuilles de chêne vert réside certainement dans une toxicité relative des polyphénols aromatiques (Brattsten, 1979) présents dans cette litière.

Paille de blé (PB): Dans ce dernier cas, cette litière a été apportée à un autre lombricien *(N. giardi)* dans un sol bien moins organique (sol 2). La quantitè totale du CO_2 dégagé par le microcosme SVL est la plus faible (27,52 mg $C-CO_2 \cdot 100$ g TS $\cdot\ g^{-1}$ mhv). La part relative au compartiment V → L montre qu'après 29 jours d'incubation, cette litière devient plus appétente (34,4% du $C-CO_2$ dégagé par les microcosmes SVL; Tableau 4). En effet,

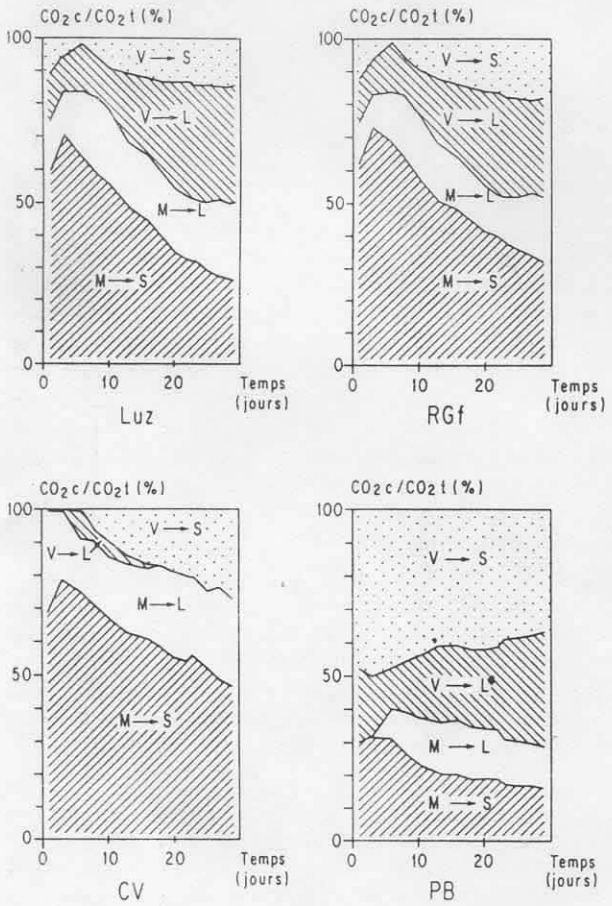

Fig. 1. Schémas des répartitions des actions microbiennes et lombriciennes sur le sol et les litières. CO_{2c}/CO_{2t} (%) représente le pourcentage de CO_2 dégagé par chaque compartiment rapporté au CO_2 total. Sol 1 + *L. terrestris* + ray-gras frais (RGf) ou luzerne (Luz) ou feuilles de chêne vert (CV). Sol 2 + *N. giardi* + paille de blé (PB). M → S représente l'action des microorganismes sur le sol, M → L des microorganismes sur la litière, V → L des lombriciens sur la litière et V → S des lombriciens sur le sol.

Tableau 4. Proportions de $C-CO_2$ dégagé (exprimé en % $C-CO_2$ calculé/$C-CO_2$ total) après 29 jours d'expérience par chaque compartiment et pour les différents types de litière. M → S représente l'action des microorganismes sur le sol, M → L des microorganismes sur la litière, V → L des lombriciens sur la litière et V → S des lombriciens sur le sol

	M → S (%)	M → L (%)	V → L (%)	V → S (%)
RG_f	32,3	19,3	30,3	18,1
RG_{2s}	34,2	23,2	23,6	19,0
RG_{4s}	36,3	30,2	13,2	20,3
RG_{6s}	59,1	21,0	0,0	19,9
Luz	25,9	23,7	36,0	14,4
CV	46,9	26,3	0,7	26,1
PB	16,2	12,5	34,4	36,9

le lombricien consomme peu la paille de blé en début d'expérience, et préfère rechercher sa nourriture dans le sol (V → S est le compartiment le plus important). Mais, à partir du 10ème jour, l'action du ver de terre sur la litière augmente, M → L reste constant et V → S et M → S diminuent. Ces résultats vont dans le sens d'une meilleure consommation de ce type de litière après maturation préalable dans le sol. Il est certain que le résultat serait peut-être différent en présence d'un autre sol et d'une autre espèce de lombricien.

Conclusion: Avantages et inconvénients de la méthode

Cette méthode permet de rendre compte, par des mesures de respiration, de l'activité biologique des lombriciens et des microorganismes des sols, en présence de différentes litières. Elle est simple et reproductible (voir intervalles de confiance du Tableau 1) et, de plus, elle permet de connaître la proportion de CO_2 dégagé par chaque intervenant du modèle préconisé. Il est ainsi possible, quels que soient les types de sols et les espèces lombriciennes, de suivre la respiration due à la consommation de la litière par les vers de terre, même après son enfouissement dans le sol. La réalisation en microcosmes, présente cependant quelques inconvénients. Ainsi, le CO_2 dégagé par le système SL (qui mesure théoriquement l'action des microorganismes du sol sur la litière) ne restitue, en fait, que la respiration microbienne de surface. Or, lorsque le lombricien relâche dans le sol la litière après ingestion, l'action microbienne se situe aussi en profondeur. Il s'ensuit que, dans notre technique, la respiration du microcosme SL est certainement légèrement sous estimée. Il n'en reste pas moins que cette méthode globale pourrait permettre de tester la sapidité de nombreuses litières pour les lombriciens.

Bibliographie

Abbott, I., Parker C. A. (1981) Interactions between earthworms and their soil environment. Soil Biol. Biochem. **13**, 191–197.

Brattsten, L. B. (1979) Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In: G. A. Rosenthal & D. H. Jansen (Eds). Herbivores — Their Interaction with Secondary Plant Metabolites, Academic Press, London, 200–270.

Chaussod, R., Nicolardot, B., Catroux G. (1986) Mesure en routine de la biomasse microbienne des sols par la méthode de fumigation au chloroforme. Science du Sol **2**, 201–211.

Cortez, J., Hameed R. (1988) Effets de la maturation des litières de ray-gras (*Lolium perenne* L.) dans le sol sur leur consommation et leur assimilation par *Lumbricus terrestris* L. Rev. Ecol. Biol. Sol **25**, (4), 397–412.

Cpcs, (1967) Classification des Sols. Commission de Pédologie et Cartographie des Sols Eds. Ecole sup. agronom., Grignon, 1–96.
Edwards, C. A., Heath G. W. (1975) Studies in leaf litter breakdown. III. The influence of leaf age. Pedobiologia **15**, 403–408.
Raw, F. (1959) Estimating earthworms population by using formalin. Nature (London) **184**, 1661–1663.
Satchell, J. E., Lowe D. G. (1967) Selection of leaf litter in *Lumbricus terrestris*. In: O. Graff & J. E. Satchell (eds), Progress in Soil Biology, North Holland Publishing Company, Amsterdam, 102–119.
Wright, M. A. (1972) Factors governing ingestion by the earthworm *Lumbricus terrestris* with special reference to apple leaves. Ann. Appl. Biol. **70**, 175–188.

Pedobiologia

Publisher: Gustav Fischer Verlag Jena GmbH, Postfach 1 76, Villengang 2, D-O-6900 Jena; Telefon (0 36 41) 2 73 32, Telefax (0 36 41) 2 26 38.

Managing editor: Dr. Jürgen Schauermann, II. Zoologisches Institut, Abteilung Ökologie, Universität Göttingen, Berliner Straße 28, D-W-3400 Göttingen; Telefon (4 95 51 39) 54 43/54 45, Telefax (4 95 51 39) 54 48.

Type setting, printing, binding: Druckhaus „Thomas Müntzer" GmbH, Bad Langensalza.

Advertising sales: Gustav Fischer Verlag Jena GmbH, Anzeigenverwaltung, Frau A. Schütz, Postfach 1 76, Villengang 2, D-O-6900 Jena; Telefon (0 36 41) 2 73 32, Telefax (0 36 41) 2 26 38.

The price list from January 1st, 1993, is effective at present.

Distribution and subscription agency: Gustav Fischer Verlag Jena GmbH, Zeitschriftenvertrieb, Frau B. Dressler, Postfach 1 76, Villengang 2, D-O-6900 Jena; Telefon (0 36 41) 2 73 32, Telefax (0 36 41) 2 26 38.

For the USA and Canada only: VCH Publishers, Inc., Distribution Center, 303 N.W. 12th Avenue, Deerfield Beach, FL 33442-1788; Telefon (3 05) 4 28 55 66, Telefax (3 05) 4 28 82 01.

Terms of delivery (1993): 1 volume consisting of 6 issues.

Subscription rate (1993): Per volume: DM 330,– plus postage. Single issue price: DM 60,– plus postage. Reduced subscription-price for personal subscribers: DM 198,– plus postage. Preference-price for members of the Deutsche Bodenkundliche Gesellschaft and the International Society of Soil Sciences: DM 94,– plus postage.

Subscription information: Please, send your order to your scientific bookshop, to your hitherto dealer or directly to our publishing house. If not terminated the subscription will be effective until recalled. If no discontinuance is given until October, 31st, the delivery of the journal will be continued.

Banking connections: Postgiroamt Leipzig, Konto-Nr. 149 249-903, BLZ 860 100 90; Deutsche Bank, Konto-Nr. 3 907 656, BLZ 820 700 00; Commerzbank AG, Filiale Jena, Konto-Nr. 2 581 122, BLZ 820 400 00.

Copyright: The articles published in this Journal are protected by copyright. All rights are reserved. No part of the Journal may be reproduced in any form without the written permission of the publisher.

Printed in Germany.

© Gustav Fischer Verlag Jena, GmbH 1993